

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.)

Tonische Reflexe.

Von

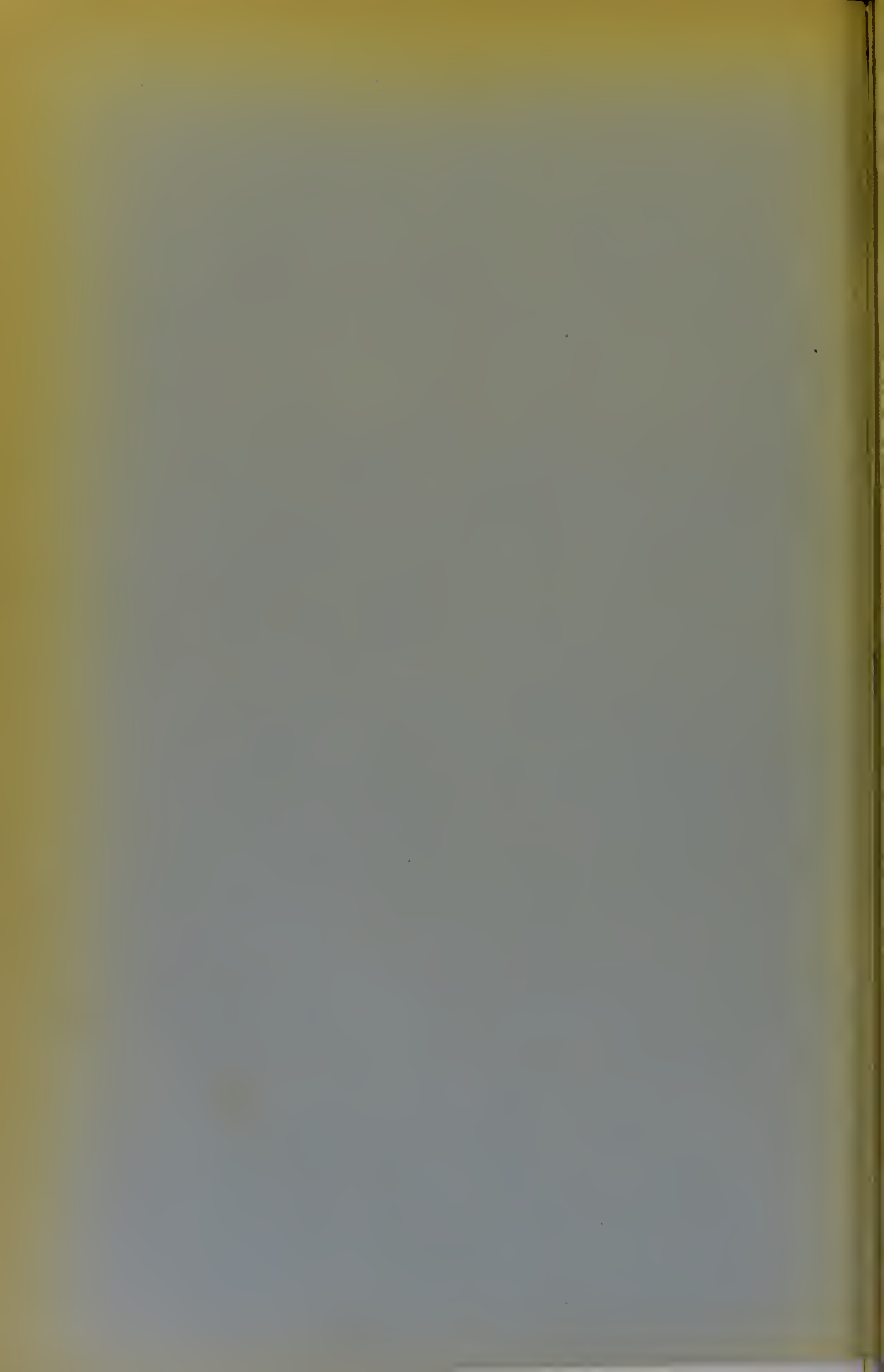
Prof. **Max Verworn**,
Jena.

Mit 9 Textfiguren.

Bonn, 1896.

Separat-Abdruck aus dem Archiv für die ges. Physiologie Bd. 65.

Verlag von Emil Strauss.



(Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.)

Tonische Reflexe.

Von

Prof. **Max Verworn,**
Jena.

Mit 9 Textfiguren.

Die Thatsache, dass ein peripherischer Reiz auf reflectorischem Wege tonische Contractionen in gewissen Muskelgruppen des Wirbelthierkörpers hervorrufen kann, hat in der Physiologie bisher wenig Beachtung gefunden. Der einzige Fall dieser Art, der eine lebhaftere Erörterung erweckte, ist der Tonus der Sphinkteren- und Skelettmuskeln, der die Physiologie bis vor einigen Jahrzehnten vielfach beschäftigt hat und seitdem wohl ziemlich allgemein und mit Recht als ein reflectorischer Tonus betrachtet wird. In Wirklichkeit sind tonische Reflexe bei Wirbelthieren viel weiter verbreitet, wenn man unter Tonus einen andauernden Zustand mittlerer Erregung versteht. Da ich indessen die hierher gehörigen Erscheinungen demnächst im Zusammenhang zu behandeln beabsichtige, möchte ich mich an dieser Stelle nur auf einen einzelnen, sehr charakteristischen Fall beschränken, den ich seit einer Reihe von Jahren bei Gelegenheit meines physiologischen Uebungskursus öfter beobachtet habe. Obwohl ich kaum anzunehmen wagte, dass die betreffende Erscheinung anderen Physiologen bisher entgangen sein sollte, konnte ich doch in der Litteratur keine Hindeutung darauf finden. Ich habe daher meine Beobachtung experimentell weiter verfolgt, als sie für mich durch den Zusammenhang mit anderen Thatsachen besonderes Interesse gewann, und möchte die Ergebnisse meiner Untersuchung im Folgenden kurz mittheilen.

Die Erscheinung des ausgebreiteten Reflextonus.

In meinen physiologischen Uebungen pflege ich von den jungen Medicinern alljährlich einige Grosshirnexstirpationen am Frosch

ausführen zu lassen. Dabei machte ich mehrmals die Bemerkung, dass die Thiere, wenn sie einige Tage nach der Operation mit Daumen und Mittelfinger erfasst und aus ihrem Gefäss herausgeholt wurden, eine eigenthümliche Haltung annahmen, indem sie mit starr nach unten gerichteten Extremitäten längere Zeit stehen blieben, ohne in ihre gewöhnliche Stellung zurückzukehren. Auch an normalen Fröschen beobachtete ich dann, nachdem ich einmal auf diese Erscheinung aufmerksam geworden war, bei gleichem Anfassen hin und wieder dieselben Haltungen, die aber hier in der Regel nur kurze Zeit andauerten. Wie auch sonst gewisse Reflexe bekanntlich am grosshirnlosen Frosch sicherer ablaufen, als am normalen Individuum, so ist auch diese Reflexerscheinung unvergleichlich viel deutlicher und augenfälliger nach Exstirpation des Grosshirns. Eine genauere Untersuchung zeigt dabei Folgendes.

Setzt man eine grosshirnlose Temporaria, der man mindestens 24—48 Stunden nach der Operation völlige Ruhe gelassen hat[1]), auf eine horizontale Unterlage, so nimmt das Thier die gewöhnliche Hock-Stellung an, die alle Frösche in der Ruhe einzu-



Fig. 1.

nehmen pflegen (Fig. 1), d. h. es sitzt mit an den Körper angezogenen Extremitäten und etwas erhobenem Kopf da, während der Bauch der Unterlage glatt anliegt. Fasst man den Frosch aber in dieser Stellung ohne ihn aufzuheben mit angefeuchtetem Daumen und Mittelfinger leicht zu beiden Seiten der Wirbelsäule, indem man an

1) Die hier beschriebenen Erscheinungen sind zwar meist schon kurze Zeit nach der Operation, wenn das Stadium der Lähmung vorüber ist, ebenso deutlich zu beobachten wie später, aber im Sinne einer längeren Erhaltung der Thiere ist es zweckmässig, starke Erregungszustände nach der Operation für einige Zeit zu vermeiden.

den Seiten des Rumpfes einen leisen Druck ausübt oder eine kurze reibende Bewegung mit den beiden Fingern macht, so beginnt er unter rhythmischem Quaken sich in die Höhe zu richten. Zuerst werden die vorderen Extremitäten stark nach unten gestreckt, aber



Fig. 2.

gleich darauf nehmen auch die hinteren Extremitäten eine mittlere Abductionsstellung an, während sie sich in den Knie- und Fussgelenken etwas strecken, und gleichzeitig wird der Rücken katzen-



Fig. 3.

buckelartig gekrümmt, so dass der Kopf und die Steissregion mehr oder weniger schräg nach unten gerichtet ist. Auf diese Weise erhebt sich der Rumpf auf allen vier Extremitäten hoch über den Boden und der Frosch nimmt eine Haltung an, die Aehnlichkeit

hat mit der einer fauchenden Katze (Fig. 2 u. 3). Häufig steht er nur auf den Volar- und Plantarflächen seiner Extremitäten und berührt nicht einmal mit den Knieen den Boden (Fig. 3).

Ich will gleich hier bemerken, dass sich zu diesen Versuchen weibliche Individuen durchschnittlich besser eignen als männliche, weil bei den männlichen infolge der kräftiger entwickelten Muskeln des Schultergürtels, vor allem der Pectorales, die vorderen Extremitäten häufig so stark gegen einander gebogen werden, dass sie die bekannte „Betstellung" annehmen. Dadurch wird bei einigermaassen starker Streckung der hinteren Extremitäten, wie sie häufig vorkommt, sehr leicht ein Vornüberfallen des Frosches herbeigeführt, was meist zur Rückkehr in die gewöhnliche Hockstellung Veranlassung giebt. Im Uebrigen aber sind die Erscheinungen bei männlichen Individuen dieselben wie bei weiblichen.

Hat sich der Frosch in dieser Weise aufgerichtet, was je nach dem Erregbarkeitsgrade des Individuums manchmal schon nach einer kurzen und leisen Berührung der angegebenen Stelle, meist aber erst nach einem sanften Drücken oder Reiben von 1—2 Secunden mit der maschinenmässigen Sicherheit eines jeden Reflexes geschieht, so kann man das Thier loslassen, ohne dass es seine eigenthümliche Haltung aufgiebt.

Dabei dauert das Quaken in der Regel noch kurze Zeit an und wird nicht selten 20—30 Mal hintereinander wiederholt. Da jede einzelne Quakbewegung das Thier in seiner Stellung durch einen Ruck in der Längsaxe erschüttert, so kommt es bisweilen vor, dass der Frosch bei besonders starkem Quakreflex nach vorn überfällt und dann in seine normale Stellung zurückkehrt. Das ist indessen nicht die Regel. Gewöhnlich hört vielmehr das Quaken nach kurzer Zeit auf und alsdann bleibt das Thier in seiner sonderbaren Haltung, auf steifen Beinen, mit gekrümmtem Rücken unbeweglich stehen und bietet so einem jeden, der diese Stellung noch nicht gesehen hat, ein überaus komisches Bild.

Besser als jede lange Beschreibung giebt Fig. 2 u. 3 [1]) eine

---

1) Die Abbildungen sind nach photographischen Zeitaufnahmen angefertigt, die ich mit Zeiss'schen Linsen gemacht habe. Bei den ungünstigen Lichtverhältnissen im Zimmer während der schlechten Jahreszeit war eine Expositionsdauer von durchschnittlich 20 Secunden erforderlich. Da die Photographieen trotzdem vollständig scharfe Contouren besitzen, so ist daraus zu ersehen, wie vollkommen still die Thiere während dieser Zeit waren.

Vorstellung von der eigenthümlichen Haltung des Thieres. Die Abbildung lässt auch das wesentliche Moment, das diesen Zustand des Frosches charakterisirt, deutlich erkennen. *Es ist eine tonische Contraction, die über die verschiedensten Skelettmuskeln verbreitet ist, mit anderen Worten ein ausgebreiteter Reflextonus.* Es liegt in der Natur der Sache, dass man bei dieser Erscheinung nicht alle Muskeln auf ihren Contractionszustand untersuchen kann. Bei einigen, wie z. B. den Bauchmuskeln, kann man denselben durch Betasten prüfen. Besonders deutlich aber kann man die tonische Contraction der Extensoren der vorderen Extremitäten sowie der Abductoren und der Extensoren der hinteren Extremitäten bereits aus der Photographie Fig. 2 und 3 entnehmen. Die Extension im Kniegelenk ist in Fig. 3 stärker als in Fig. 2, im letzteren Falle so beträchtlich, dass die Kniee den Boden nicht berühren. *Es werden also durch den mechanischen Reiz an den Seiten der Rumpfhaut auf reflectorischem Wege ziemlich starke tonische Contractionen in allen Körperregionen hervorgerufen.*

Die Dauer dieser tonischen Contraction ist sehr verschieden und hängt vor allem von der Lebensfrische und dem Kräftezustande des Individuums ab. In manchen Fällen hält der Tonus nur einige Minuten an, in einzelnen Fällen sah ich ihn mehr als 1 Stunde bestehen. Durchschnittlich dauert er etwa 10—20 Minuten. Dabei ist die Rückkehr in den normalen Zustand ebenfalls ziemlich verschieden. Zunächst kann man durch jeden Reiz, der den Frosch veranlasst, seine Stellung zu verändern, vor allem durch Anblasen, Anstossen, Berühren oder Kneifen sofortiges Aufhören des Tonus und Rückkehr des Thieres in seine gewöhnliche Hockstellung herbeiführen. Auch optische Reize habe ich in dieser Beziehung bisweilen wirksam gefunden. Bemerkenswerth ist es, dass häufig bei den Thieren das Aufhören des Zustandes leichter zu erreichen ist, wenn sie nur kurze Zeit, weniger leicht, wenn sie lange Zeit in demselben verharrt haben. Stört man den Frosch nicht in seinem tonischen Erregungszustande, so hört entweder nach Ablauf einiger Zeit der Tonus ziemlich unvermittelt auf und das Thier nimmt wieder seine gewöhnliche Stellung ein, oder der Tonus lässt im Laufe längerer Zeit ganz allmählich nach, so dass das Thier in seiner eigenthümlichen Stellung mehr und mehr zu-

sammensinkt, ohne zunächst in seine normale Hockstellung zurückzukehren (Fig. 4). Die Kniee berühren den Boden nach einiger Zeit, der Kopf sinkt tiefer und tiefer, Kinn, Brust und Bauch erreichen die Unterlage, indem die vorderen Extremitäten sich im Schulter- und Ellenbogengelenk mehr und mehr beugen und in dieser zusammengesunkenen Stellung verharrt der Frosch dann oft mehrere Stunden (Fig. 4). Ich sah Frösche über drei Stunden in diesem Zustande,

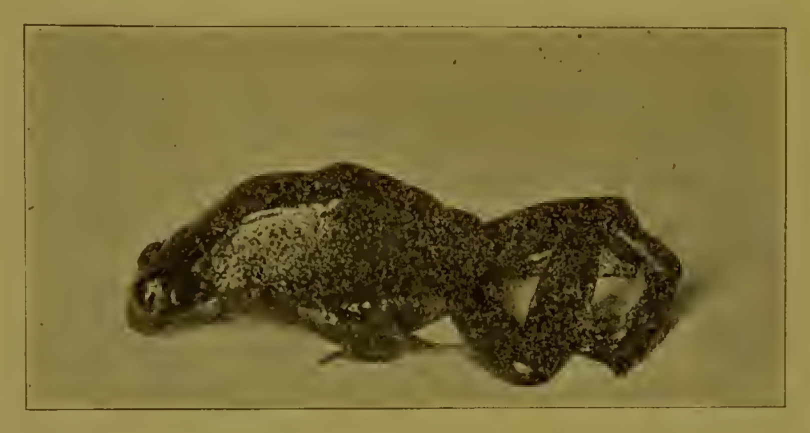


Fig. 4.

dann standen sie plötzlich von selbst auf und nahmen ihre alte Hockstellung wieder ein. Beim Zusammensinken beginnt gewöhnlich der Tonus in den hinteren Extremitäten zuerst nachzulassen, erst viel später auch in den vorderen, sodass die Thiere meist mit den Oberschenkeln schon die Unterlage berühren, während der Vordertheil des Körpers auf den vorderen Extremitäten noch hoch steht. Ueberhaupt ist der Tonus der Muskeln in den vorderen Extremitäten gewöhnlich stärker als in den hinteren, wie er ja auch hier durch die Reizung zuerst hervorgerufen wird; doch kommt es vor, dass namentlich bei stärkerem Druck oder Reiben der Rumpfseiten auch die hinteren Extremitäten fast vollständig gestreckt werden.

Hat der Tonus aufgehört, so kann man das Thier sofort durch sanften Druck auf die Seitenhaut des Rumpfes von neuem in reflectorischen Tonus versetzen und dieses Experiment noch sehr oft hintereinander wiederholen. Bald freilich machen sich Ermüdungserscheinungen bemerkbar, das Nachlassen der tonischen Contraction tritt immer früher ein und die Dauer und Intensität des Reflextonus wird immer geringer. Schliesslich richtet sich der Frosch beim Reizen nur noch kurz auf, um sogleich wieder zusammenzusinken. Erst nach einiger Zeit der Erholung kann dann

von neuem ein Reflextonus von längerer Dauer und grösserer Intensität erzielt werden.

Schliesslich scheint es mir bemerkenswerth, dass nur mechanische Hautreize, die in der angegebenen Weise auf den Frosch ausgeübt werden, den Reflextonus zu erzeugen im Stande sind. Dass es nicht der Druck auf die Brust- und Bauchmuskeln, auf die Wirbelsäule oder endlich auf die Eingeweide ist, sondern der mechanische Hautreiz, welcher den Reflextonus hervorruft, wurde durch Versuche an enthäuteten Fröschen festgestellt, bei denen sich durch kein Mittel mehr die Erscheinung eines ausgebreiteten Tonus erzielen lässt. Dass ferner nur mechanische Reize wirksam sind, ergab das vollkommen negative Resultat aller Versuche mit chemischen, thermischen und electrischen Reizen. Alle diese verschiedenen Reizqualitäten lösen stets nur eine einzelne Reflexbewegung aus, sei es eine Wischbewegung, wie sie bei schwächeren Reizen die Regel ist, sei es eine Sprung- oder Kriechbewegung, wie sie bei stärkeren Reizen vielfach beobachtet werden kann. Wir haben in diesem Verhalten ein sehr typisches Seitenstück zu der schon von Meihuizen[1]) gefundenen, vor einigen Jahren im hiesigen Institut von Schlick[2]) genauer untersuchten Erscheinung, dass auch strychninisirte Frösche sich gegen chemische und mechanische Hautreize durchaus verschieden verhalten, insofern auch bei ihnen durch chemische Reize kein allgemeiner Reflextetanus ausgelöst werden kann.

Nachdem ich die Erscheinungen des ausgebreiteten Reflextonus bei grosshirnlosen Temporarien im Vorstehenden geschildert habe, ist die Frage berechtigt, wie sich normale Thiere in dieser Hinsicht verhalten. Diese Frage ist einfach zu beantworten. Normale Temporarien zeigen die Erscheinungen des Reflextonus ebenfalls deutlich, aber mit dem Unterschiede, dass hier das Zustandekommen und die Dauer der Erscheinungen durch intercurrente Impulse vom Grosshirn her häufig erschwert und gestört wird.

1) Meihuizen: „Ueber den Einfluss einiger Substanzen auf die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks". In diesem Archiv Bd. 7.

2) Schlick: „Zur Kenntniss der Strychninwirkung". In diesem Archiv Bd. 47, 1890.

Je lebhafter ein Frosch ist, je mehr Abwehr- und Fluchtbewegungen er ausführt, um so schwerer ist es, ihn in den Zustand des ausgebreiteten Reflextonus zu versetzen oder ihn, wenn dies gelungen ist, in demselben zu erhalten. Die einzelnen Individuen sind in dieser Beziehung sehr verschieden. Dennoch lässt sich die Erscheinung, soweit meine Erfahrung reicht, fast bei jedem Exemplar mehr oder weniger deutlich beobachten. Individuen, die weniger lebhaft sind, stehen nicht selten 5—10 Minuten in der typischen Stellung der Fig. 2 und 3. Dann setzen sie sich plötzlich nieder oder springen fort, besonders, wenn sie durch irgend einen Sinneseindruck gestört werden. Da ich meine Versuche in den Monaten Februar bis Juli sowohl an überwinterten wie an frisch eingefangenen Individuen angestellt habe, so glaube ich sagen zu können, dass das Zustandekommen der Erscheinung von der Jahreszeit und dem Ernährungszustande der Thiere unabhängig ist.

Bemerkenswerth ist aber das Verhalten der viel lebhafteren Esculenten. Bei ihnen ist die Erscheinung des ausgebreiteten Reflextonus nur schwach angedeutet, sodass sie selbst an grosshirnlosen Thieren nie ohne weiteres in die Augen fällt. So auffallende und sonderbare Stellungen, wie sie die Temporarien ausnahmslos zeigen, kommen bei Esculenten niemals vor. Dennoch bemerkt man eine Andeutung der Erscheinung, indem sich grosshirnlose Thiere, in der oben beschriebenen Weise gereizt, auf den Vorderextremitäten unter Quaken und Aufblähen aufrichten und den Rücken etwas krümmen, um in dieser Stellung einige Zeit zu verharren. Ein Erheben auf den hinteren Extremitäten, die ja hier auch viel kürzer und gedrungener sind im Verhältniss zu dem schweren, massigen Rumpf, habe ich nie beobachten können. Ebenso wie die Esculenten verhält sich der Ochsenfrosch, der auch schon in seiner äusseren Erscheinung mehr Aehnlichkeit mit Rana esculenta hat, als mit der schlankeren Rana temporaria.

Das Verhalten der Reflexerregbarkeit im Zustande der tonischen Erregung.

Bei einer eingehenderen Beschäftigung mit dem eigenthümlichen Erregungszustande, in den die Frösche auf die oben angegebene Weise versetzt werden können, lag es nahe, zu prüfen, ob etwa die Reflexerregbarkeit in diesem Zustande tonischer Erregung

eine Veränderung nach der einen oder anderen Seite hin erfährt. Schon eine oberflächliche Prüfung beim grosshirnlosen Frosch zeigt, dass die Reflexe auch im tonischen Erregungszustande noch sämmtlich erhalten sind. Der Corneareflex und der Quakreflex können auf die gewöhnliche Weise ausgelöst werden, ohne dass das Thier aus seiner eigenthümlichen Stellung zu seiner normalen Haltung zurückkehrte und den starken Tonus seiner Extremitäten verlöre. Bei Berührungen der Hüftgegend, des Steisses, der Zehen etc. treten ebenfalls die entsprechenden Reflexbewegungen auf. Dabei pflegt das Thier fast stets sofort im Moment der Bewegung den starken Tonus in seinen sämmtlichen Muskeln zu verlieren und seine gewöhnliche Hockstellung wieder einzunehmen. Viel schwieriger ist es genauer zu untersuchen, ob die Reflexerregbarkeit herabgesetzt oder erhöht ist. Ich habe zu diesem Zweck mechanische, chemische und electrische Reize benutzt. Die mechanischen eignen sich wegen der Schwierigkeit ihrer feineren Abstufung weniger zu diesen Versuchen und so würde ich dem Umstande, dass ich gegenüber dem ruhenden Frosch beim tonisch erregten weder eine Steigerung noch eine Herabsetzung bemerken konnte, kein grosses Gewicht beilegen, wenn nicht die Prüfung mit chemischen und electrischen Reizen dasselbe Ergebniss gehabt hätte. Die Versuche mit chemischer Reizung machte ich in der Art, dass ich zunächst für den ruhenden grosshirnlosen Frosch, der jedesmal wieder sorgfältig abgespült wurde, denjenigen Säuregrad einer Essigsäurelösung aufsuchte, bei dem vorsichtiges Betropfen der Hüftgegend oder der Zehen eben gerade die entsprechende Reflexbewegung auszulösen im Stande war, um darauf das Verhalten des Frosches im Zustande des Reflextonus gegen die gleiche Lösung zu prüfen. Bei diesen Versuchen, die in grösserer Zahl an verschiedenen Individuen angestellt wurden, liess sich weder in Bezug auf die Höhe der Reizschwelle noch in Bezug auf die Dauer der Reactionszeit ein wesentlicher Unterschied zwischen dem ruhenden und dem tonisch erregten Frosch bemerken. Das gleiche Ergebniss hatten schliesslich auch die Versuche mit electrischer Reizung. An den Platinelectroden waren kurze, feuchte Fäden befestigt worden, die auf die Zehen der hinteren Extremität vorsichtig aufgelegt wurden. Dann wurde mit einzelnen Inductionsöffnungsschlägen die Reflexerregbarkeit geprüft. Auch hier konnte ich zwischen beiden Zuständen Unterschiede in der Höhe der Reizschwelle nur innerhalb solcher Gren-

zen finden, innerhalb deren auch sonst beim ruhenden sowohl wie beim tonisch erregten Frosch Schwankungen bemerkbar sind. Demnach muss ich, obgleich wohl ein anderes Ergebniss von vornherein wahrscheinlicher gewesen wäre, doch sagen, dass nach meinen Erfahrungen die Reflexerregbarkeit im Zustande der tonischen Erregung keine merkliche Herabsetzung oder Steigerung erfährt.

Ich möchte indessen diesen Satz nicht aussprechen, ohne zugleich noch auf folgende Erscheinung aufmerksam gemacht zu haben. Wenn man den Frosch, nachdem er auf die gewöhnliche Weise in Reflextonus versetzt worden ist, statt ihn loszulassen, umdreht und vorsichtig auf den Rücken legt, wobei die hinteren Extremitäten nach hinten und die vorderen in die Luft gestreckt zu sein pflegen, so sieht man in der grössten Zahl der Fälle, dass die Thiere nunmehr nach vorsichtigem Loslassen mit dem Oberkörper



Fig. 5.

unter Quaken rhythmisch auf- und abwärtsruckend beträchtliche Schwierigkeiten haben, sich wieder in ihre gewöhnliche Bauchlage zurückzubringen. Der Lagecorrectionsreflex ist bedeutend erschwert. In der Regel gelingt es dem Thier nach einigen Versuchen aufzustehen. Sehr oft aber, namentlich wenn das Quaken und die dadurch verursachten rhythmischen Bewegungen des Oberkörpers bald aufhören, lassen auch die Lagecorrectionsversuche nach und der Frosch bleibt mit ausgestreckten Extremitäten, wie in Fig. 5, auf dem Rücken liegen. In dieser Stellung kann der Frosch stundenlang verharren, wobei nur nach einiger Zeit der Tonus der Extremitätenmuskeln allmählich nachlässt, was besonders an den vorderen Extremitäten in dem Tiefersinken derselben zum Ausdruck kommt. Doch kommt es auch vor, dass die vorderen

Extremitäten länger als eine Stunde hoch in die Luft gestreckt bleiben. Ebenso wie in die Rückenlage kann man den Frosch in der angegebenen Weise unter gleichen Umständen auch in die Seitenlage bringen, in der er dann ebenso verharrt wie in der Rückenlage. In allen diesen abnormen Stellungen ist die Reflexerregbarkeit ebenfalls erhalten. Berührung der Zehen bewirkt An-



Fig. 6.

ziehen des betreffenden Beines (Fig. 6), Kitzeln der Lendenhaut ruft eine Wischbewegung hervor (Fig. 7), ohne dass der Frosch bei vorsichtiger Reizung seine Lage wechselte. Nachdem die Reflexbewegung ausgeführt ist, lässt der Frosch seine Extremität in der betreffenden Adductions- und Flexions-Stellung liegen, ohne



Fig. 7.

sie wieder zu strecken (Fig. 6 und 7). Die Neigung, aus diesen abnormen Lagen (Rücken- oder Seitenlage) nach Ausführung einer Reflexbewegung wieder in die normale Hockstellung zurückzukehren, ist geringer als die Neigung, die Stellung der fauchenden Katze (Fig. 2 und 3) nach der gleichen Reizung wieder mit der gewöhnlichen Stellung zu vertauschen. Auch normale,

nicht grosshirnlose, Frösche bleiben, wenn man sie in Reflextonus versetzt hat, länger in der Rückenlage bewegungslos liegen als in der aufrechten Stellung der Fig. 2 und 3. Lässt man die Frösche sehr lange in der Rückenlage liegen, so kann man bisweilen, auch nachdem man sie zum Aufrichten veranlasst hat, noch eine Nachwirkung bemerken, die sich darin äussert, dass die Frösche, ohne von neuem in Reflextonus versetzt zu sein, beim Umlegen in die Rückenlage, immer noch mehr Schwierigkeiten mit dem Aufrichten haben als sonst. Erst nachdem man sie einige Male den Lagecorrectionsreflex hat ausführen lassen, geht er wieder so prompt wie vorher. Es macht sich also in Bezug auf den Lagecorrectionsreflex eine gewisse Depression der Reflexerregbarkeit geltend. Doch möchte ich auf diesen Punkt nicht allzugrosses Gewicht legen, da die Erscheinungen nicht bei allen Thieren deutlich zu erzielen sind und da bekanntlich, wie besonders Heubel[1]) gezeigt hat, auch Frösche, die nicht in der hier angegebenen Weise in tonischen Erregungszustand versetzt worden sind, wenn auch weniger leicht in aufgezwungener Rückenlage verharren.

Die centrale Bahn des ausgebreiteten Reflextonus.

Um den centralen Verlauf der Erregung zu ermitteln, welche den Eintritt eines allgemeinen Reflextonus verursacht und damit ein zusammenhängendes Bild des ganzen Reflexbogens zu gewinnen, war es nöthig, einige weitere Operationen auszuführen. Offenbar sind bei der Erscheinung des ausgebreiteten Reflextonus die motorischen Elemente im ganzen Verlauf des Rückenmarkes in Erregung, denn der Tonus erstreckt sich auf Muskelgruppen in den verschiedensten Theilen des ganzen Körpers. Es entsteht daher die Frage, auf welchem Wege die motorischen Elemente des Rückenmarks in ihren Erregungszustand versetzt werden. Hier liegen zwei Möglichkeiten vor. Entweder handelt es sich um einen ausgebreiteten Reflex, der allein im Rückenmark abläuft, wie etwa der Strychnin-

---

1) E. Heubel: „Ueber die Abhängigkeit des wachen Gehirnzustandes von äusseren Erregungen. Ein Beitrag zur Physiologie des Schlafes und zur Würdigung des Kircher'schen Experimentum mirabile". In diesem Archiv Bd. 14. 1877.

tetanus; oder die Erregung des Rückenmarkes wird seinen motorischen Elementen erst auf dem Umwege über höher gelegene übergeordnete Elemente des Gehirns übermittelt. Die erstere Annahme hat von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich, denn es wäre bei dem durchaus normalen Grade der Reflexerregbarkeit aller Versuchsthiere kaum verständlich, wie ein ganz localer schwacher Hautreiz einen so über alle Körpertheile verbreiteten Reflex auszulösen im Stande sein sollte. Man wird also von Anfang an sein Auge auf höher gelegene Theile im Gehirn zu richten haben. Zu diesem Zweck trug ich systematisch von vorn her an einer grösseren Anzahl von Thieren die einzelnen Theile des Gehirns ab und überzeugte mich einige Tage nach der Operation von dem Verhalten des Reflextonus.

Das Zwischenhirn (d. h. der Thalamus opticus) kann zugleich mit dem Grosshirn entfernt werden, ohne dass das Zustandekommen des allgemeinen Reflextonus irgendwie beeinträchtigt würde. Auch die Decke des Mittelhirns (d. h. die Zweihügel, der Lobus opticus anderer Autoren) kann ohne Einfluss auf die Entstehung der Erscheinung durch einen von hinten nach vorn geführten schrägen Schnitt abgetragen werden. Trennt man aber durch einen senkrecht zwischen dem Mittelhirn und der Kleinhirnleiste von oben nach unten gerichteten Schnitt die Basis des Mittelhirns von der Medulla oblongata, die hier bekanntlich beide ohne scharfe Grenze ineinander übergehen, so ist kein Mittel mehr im Stande die Reflexerscheinung hervorzurufen. Ich habe mich zu der Operation mit Vortheil des von Steiner[1]) für diesen Zweck angegebenen Messerchens bedient und dabei gefunden, dass die Mehrzahl der Frösche nach der Operation keine Zwangsbewegungen zeigte und sich bei guter Pflege durchschnittlich 1—2 Wochen ohne Störungen am Leben erhalten liess.

Die so operirten Frösche verhalten sich durchaus verschieden von denen mit intakter Basis des Mittelhirns. Beim sanften Berühren oder Streichen an der Seiten- oder Rückenhaut des Rumpfes ist keine Andeutung eines tonischen Reflexes mehr zu sehen. Die Thiere bleiben ruhig sitzen, ohne sich im mindesten aufzurichten. Drückt oder reibt man stärker, so machen sie energische Flucht-

1) J. Steiner: „Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns." Braunschweig 1885.

bewegungen, indem sie fortspringen oder fortkriechen. Von einer tonischen Innervation aber ist keine Spur zu bemerken. Gleichzeitig ist auch der Quakreflex erloschen, wie bereits Bechterew[1]) und Steiner[2]) bei mittelhirnlosen Fröschen beobachtet haben.



Fig. 8.

Trotzdem ist der Lagecorrectionsreflex beim Umdrehen auf den Rücken erhalten und die Schwimmfähigkeit hat, abgesehen davon, dass der Frosch mit ausgestreckten Vorderextremitäten schwimmt, wie auch Steiner angiebt, nicht gelitten.



Fig. 9.

Interessant ist das Verhalten von Fröschen, bei denen man den Schnitt zwischen Mittel- und Kleinhirn nicht ganz senkrecht nach unten, sondern ein klein wenig schräg nach vorn geführt hat (Fig. 8).

---

1) Bechterew: „Ueber die Function der Vierhügel". In diesem Archiv Bd. 33. 1884.

2) Steiner, l. c.

Diese Thiere haben noch die Fähigkeit, sich mit den vorderen Extremitäten reflectorisch starr aufzurichten behalten, indem sie bei mechanischer Reizung der angegebenen Stelle die Muskeln der Vorderextremitäten wie normale oder grosshirnlose Frösche innerviren. Dagegen ist in den hinteren Extremitäten kein Reflextonus mehr zu erzielen. Infolgedessen sitzen die Thiere nach sanftem Druck auf die Seitenhaut des Rumpfes auf steif gestreckten Armen langezeit bewegungslos da (Fig. 9), bis sie allmählich wieder zusammensinken oder plötzlich wieder in ihre gewöhnliche Stellung zurückkehren (Fig. 8).

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass der Reflexbogen, der dem Zustandekommen des allgemeinen Reflextonus zu Grunde liegt, die Neurone der Mittelhirnbasis als integrirendes Glied mit einschliesst.

Allein es liegen triftige Gründe vor anzunehmen, dass die Neurone der Zweihügelbasis nicht die einzige Station des Reflexbogens im Gehirn ist. Aus den Untersuchungen von Nothnagel[1]), Owsjannikow[2]) am Kaninchen, Heubel[3]) und Anderen am Frosch ist bekannt, dass in der Medulla oblongata am Boden der Fossa rhomboïdea, beim Kaninchen bis zum Pons hinauf, eine Gruppe von motorischen Elementen gelegen ist, von der aus die Skelettmuskeln in sämmtlichen Theilen des Körpers innervirt werden können. Reizung dieser Gegend erzeugt allgemeine Krämpfe des ganzen Körpers, weshalb von Nothnagel für dieses Gebiet die Bezeichnung „Krampfcentrum“ eingeführt worden ist. Ich möchte ebenso wie Binswanger und Hermann diesen Ausdruck, der wie mancher ähnliche wohl dem übertriebenen Bedürfniss entsprang, für jede Erscheinung im thierischen Körper ein besonderes „Centrum“ anzunehmen, lieber vermeiden, denn das Wesentliche dieser Stelle besteht eben darin, dass hier motorische Neurone liegen, die mit tiefer gelegenen motorischen

1) Nothnagel: „Die Entstehung allgemeiner Convulsionen vom Pons und der Medulla oblongata aus.“ In Arch. f. pathol. Anat. und Physiol. Bd. XLIV.

2) Owsjannikow: „Ueber einen Unterschied in den reflectorischen Leistungen des verlängerten und des Rückenmarkes“. In Arb. a. d. physiolog. Anstalt zu Leipzig. Jahrgang IX. 1874.

3) Heubel: „Das Krampfcentrum des Frosches und sein Verhalten gegen gewisse Arzneistoffe.“ In diesem Archiv Bd. IX. 1874.

Neuronen des Rückenmarks in Verbindung stehen und so geordnet sind, dass die Erregung zusammengehöriger Complexe derselben geordnete Bewegungen der Skelettmuskeln des Körpers hervorruft. Diese motorischen Elemente der Medulla oblongata, die eine übergeordnete Sammelstation für sämmtliche tiefer gelegene motorische Zellen in den Vorderhörnern des Rückenmarkes bilden, sind offenbar in den Reflexbogen, der dem allgemeinen Reflextonus zu Grunde liegt, mit eingeschlossen. Die Neurone der Mittelhirnbasis sind sicher nicht motorischer Natur. Wie Steiner (l. c.) überzeugend für den Frosch gezeigt hat, liegen hier nur sensible Elemente. Wir werden uns also jedenfalls vorzustellen haben, dass ganz analog den Verhältnissen, die den einfachen Reflexen im Rückenmark zu Grunde liegen, auch im Gehirn der ausgebreitete Reflex von den sensiblen Elementen der Mittelhirnbasis durch die motorischen der Medulla oblongata hindurchgeht.

Diese Vorstellung gewinnt aber eine an Gewissheit grenzende Wahrscheinlichkeit, wenn man die Verhältnisse beim Frosch vergleicht mit den Erfahrungen, die Ziehen[1]) und Binswanger[2]) bei ihren Untersuchungen über den Ursprung der Epilepsie aus Reiz- und Durchschneidungsversuchen am Kaninchengehirn gewonnen haben. Ziehen hat in einwandsfreier Weise gezeigt, dass die tonische Componente des epileptischen Anfalls nicht corticalen Ursprungs ist wie die klonische, sondern dass sie tiefer gelegenen Gehirntheilen entspringt. Im Anschluss daran konnte bei einer eingehenderen Untersuchung der Gebiete im Boden der Rautengrube, deren Reizung tonische Krampfzustände des Rumpfes, Kopfes und der Extremitäten sowie complicirtere Bewegungserscheinungen hervorruft, Binswanger nachweisen, dass diese Punkte reflectorisch von sensiblen Elementen her in Thätigkeit gesetzt werden, die hauptsächlich im Haubentheil des Pons gelegen sind und ihre Erregung besonders von den sensiblen Fasern des Trigeminus her empfangen. Binswanger giebt seinen Resultaten in einem Schema Ausdruck, nach welchem der Reflexbogen beim Zustande-

---

1) Ziehen: „Ueber die Krämpfe infolge electrischer Reizung der Grosshirnrinde". In Arch. f. Psychiatrie. Bd. XVII.

2) O. Binswanger: „Kritische und experimentelle Untersuchungen über die Pathogenese des epileptischen Anfalls." In Arch. f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten Bd. XIX. 1888.

kommen dieser Krampferscheinungen folgenden Verlauf hat: Sensible Bahnen des Trigeminus, sensible Station im Haubentheil des Pons, motorische Station der Rautengrube, motorische Bahnen des Rückenmarks. Es dürften indessen sehr wahrscheinlich als sensible Bahn nicht blos die Trigeminusfasern, sondern unter Umständen auch die langen Bahnen der sensiblen Hautnerven des Rumpfes und der Extremitäten beim Zustandekommen dieses Reflexes in Betracht zu ziehen sein.

In demselben Sinne wie die Untersuchungen Binswanger's sprechen auch die weiteren Erfahrungen Ziehen's [1]), und es ist zweifellos, dass beim Frosch die analogen Verhältnisse vorliegen. Was ich aus Ziehen's Ergebnissen aber noch besonders hervorheben möchte, ist die Thatsache, dass der tetanische Krampf, der jede mechanische Reizung im Gebiete der hinteren Vierhügel begleitet, „den Reiz minutenlang überdauert." Diese Erscheinung ist ein vollkommenes Analogon zu der langen Dauer des allgemeinen Muskeltonus, den man beim Frosch auf reflectorischem Wege durch kurzdauernden Druck auf die Seitenhaut des Rumpfes erzeugen kann. Grade dieser Umstand, dass ein einmaliger, kurzdauernder, schwacher Reiz im stande ist, eine oft mehr als eine halbe Stunde dauernde tonische Erregung centraler Elemente hervorgerufen, scheint mir der beachtenswertheste Punkt bei der Erscheinung des allgemeinen Reflextonus zu sein, wie ich ihn im Vorstehenden vom Frosch beschrieben habe, denn es dürfte nur wenige Gegenstücke zu dieser Thatsache geben, wie etwa die Beobachtungen von Bubnoff und Heidenhain [2]), die beim Hunde in einem gewissen Stadium der Morphiumnarkose ebenfalls tonische Contractionen nach kurzdauernder Reizung eintreten sahen. Man könnte in unserem Falle vielleicht auf die Vermuthung kommen, dass die Erscheinung mit einer Steigerung der Erregbarkeit zusammenhängt, die durch die Abtragung des Grosshirns in den tiefer gelegenen Gehirntheilen als Reizwirkung hervorgerufen wird. Davon kann aber aus zwei Gründen keine Rede sein. Einerseits ist die

---

1) Ziehen: „Zur Physiologie der infracorticalen Ganglien und über ihre Beziehungen zum epileptischen Anfall." In Arch. f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten Bd. XXI. 1890.

2) Bubnoff und Heidenhain: „Ueber Erregungs- und Hemmungsvorgänge innerhalb der motorischen Hirncentren". In diesem Arch. Bd. 26. 1881.

Erscheinung wie gesagt auch bei normalen Fröschen zu beobachten, wenn sie auch aus naheliegenden Gründen nicht eine so lange Dauer zeigt wie nach Entfernung des Grosshirns, andererseits ist die Erscheinung des allgemeinen Reflextonus an den operirten Thieren unverändert auch nach sieben Wochen und noch länger zu beobachten, also zu einer Zeit, wo die Wunden längst vollkommen geheilt sind und alle Reizerscheinungen geschwunden sein müssten. Ich kann daher nicht umhin, den allgemeinen Reflextonus als eine normale physiologische Erscheinung bei Fröschen zu betrachten.

Als wesentlichstes Ergebniss der im Vorstehenden mitgetheilten Untersuchungen möchte ich zum Schluss noch einmal die folgenden Punkte zusammenfassen. Durch Druck oder Reiben der Seitenhaut des Rumpfes wird bei Rana temporaria auf reflectorischem Wege eine tonische Contraction der Muskeln in allen Körpergebieten hervorgerufen, die den Reiz längere Zeit, bei grosshirnlosen Individuen unter Umständen eine Stunde überdauert, so dass das Thier mit gekrümmtem Rücken in Katzenbuckelstellung auf gestrekten Extremitäten unbeweglich stehen bleibt. Andere als mechanische Reize vermögen den allgemeinen Reflextonus nicht zu erzeugen. Eine Veränderung der Reflexerregbarkeit ist in diesem Zustande nicht nachweisbar. Als Bahn des tonischen Reflexes sind zu betrachten, die sensiblen Hautnerven, die sensiblen Ganglien des Rückenmarks, die langen aufsteigenden Leitungsbahnen des Rückenmarks, die sensiblen Elemente der Mittelhirnbasis, die motorischen Gebiete der Medulla oblongata, die absteigenden motorischen Leitungsbahnen des Rückenmarks, die motorischen Ganglien des Rückenmarks und die motorischen Spinalnerven.



